遗传改良对杉木针叶和种实性状的影响

张学峰[1,2]， 杨双云[1,2]， 蔡红[1,2]， 黄豆[1,2]， 叶代全[3]， 边黎明[1,2*]

（1. 南京林业大学林木遗传与生物技术教育部重点实验室 南京 210037；2. 南京林业大学南方现代林业协同创新中心，南京 210037；3. 福建省洋口国有林场，福建 顺昌 353211）

摘　要：为揭示遗传改良对主要造林用材树种叶和种实性状的影响，阐明性状的变异趋势，该文以杉木第4轮育种的精选树（改良群体）、四省五地的表型优树与古树（未改良群体）为研究对象，调查了218个无性系的针叶和种实性状指标，采用方差分析和多重对比方法，研究遗传改良对杉木及不同类型杉木的表型差异；通过相关性分析，探究遗传改良对杉木针叶和球果部分表型性状的影响；利用主成分分析和聚类分析进行分类。结果表明：（1）未改良群体的针叶长、针叶宽和出籽率分别比改良群体小13.28%、10.81%和33.90%，其他性状表现为未改良群体大于改良群体，差异在10.90%~27.03%之间。未改良群体球果长、球果宽和出籽率的变异系数，分别比改良群体大9.14%、12.73%和15.38%。（2）球果长、球果宽、苞鳞长和苞鳞宽4个性状，在未改良群体中仅有球果长和球果宽（0.931）、苞鳞长和苞鳞宽（0.622）之间呈极显著正相关，经遗传改良后，该4个性状两两之间均呈现显著或极显著正相关。（3）四川雅安（SCYA）的球果长和球果宽性状比改良群体大48.83%和53.26%，安徽黄山（AHHS）的百粒重比改良群体大16.92%。（4）遗传改良导致松张型球果的杉木比例降低，紧包型和反翘型球果的杉木比例增加。该研究认为杉木的遗传改良导致球果大小下降，改变了不同针叶和球果类型的比例，同时会改变针叶性状和种实性状的相关性，将为杉木种质资源评价和未来多目标育种提供依据。

关键词：杉木，遗传改良，育种群体，针叶，种实

中图分类号：Q944.3　　　　**文献标识码：**A

Effects of genetic improvement on traits of needle and cone of *Cunninghamia lanceolata*

ZHANG Xuefeng[1,2], YANG Shuangyun[1,2], CAI Hong[1,2], HUANG Dou[1,2], YE Daiquan[3], BIAN Liming[1,2*]

（1. *Key Laboratory of Forest Genetics & Biotechnology of the Ministry of Education*, *Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China; 2. *Co-Innovation Center for Sustainable Forestry in Southern China*, *Nanjing Forestry University*, Nanjing 210037, China; 3. Yangkou State Forest Farm, Shunchang 353211, Fujian, China）

Abstract: To reveal the effect of genetic improvement on leaf and seed traits of major afforestation timber species, and to clarify the variation trend of traits. Selected trees (improved population) of the fourth cycle of Chinese fir breeding and phenotypic superior trees and ancient trees (unimproved population) in four provinces and five regions were selected as the research objects, and the needle and seed traits of 218 clones were investigated, the study used variance analysis and multiple comparison methods to study the phenotypic differences of genetic improvement on Chinese fir and different types of Chinese fir; through correlation analysis, the study explored the effect of genetic improvement on the phenotypic traits of Chinese fir needles

---

基金项目：国家自然科学基金面上项目（32171818）；十四五国家重点研发计划课题（2022YFD2200201）；福建省林业科技项目（闽林科便函〔2016〕35号，ZMGG-0701，2022FKJ05）；江苏高校优势学科建设工程资助项目（PAPD）[Supported by National Natural Science Foundation of China (32171818); National Key Research and Development Program of China (2022YFD2200201); Fujian Province Science and Technology Research Funding(Min Lin Ke 2016-35, ZMGG-0701, 2022FKJ05); Priority Academic Program Development of Jiangsu Higher Education Institutions (PAPD)]。

第一作者：张学峰（1996-），硕士研究生，主要从事林木遗传育种研究，（E-mail）1757711793@qq.com。

*__通信作者：__边黎明，博士，教授，主要从事数量遗传与林木遗传改良方向研究，（E-mail）lmbian@njfu.edu.cn。

and cones; the study used principal components analysis and cluster analysis for classification. The results were as follows: (1) The needle length, needle width and seeding rate of the unimproved population were 13.28%, 10.81% and 33.90% smaller than those of the improved population, respectively. Other traits showed that the unimproved population was larger than the improved population, with differences ranging from 10.90% to 27.03%. The coefficients of variation of cone length, cone width and seeding rate of the unimproved population were 9.14%, 12.73% and 15.38% larger than those of the improved population, respectively. (2) Cone length, cone width, bract scale length and bract scale width are four characters, in the unimproved population only cone length and cone width (0.931), bract scale length and bract scale width (0.622) There was a very significant positive correlation between them, and after genetic improvement, the four traits showed a significant or extremely significant positive correlation in pairs. (3) Cone length and cone width in Sichuan Ya'an (SCYA) were 48.83% and 53.26% larger than those in the improved population, and the hundred-grain weight in Anhui Huangshan (AHHS) was 16.92% larger than those in the improved population. (4) Genetic improvement led to a decrease in the proportion of Chinese fir with loose-stretched cones, and an increase in the proportion of Chinese fir with tightly packed and inverted cones. This study believes that the genetic improvement of Chinese fir leads to the reduction of cone size, changes the proportion of different needles and cone types, and changes the correlation between needle traits and seed-fruit traits, which will be helpful for providing the basis to the evaluation of Chinese fir germplasm resources and future multi-targets breeding.
Keywords: *Cunninghamia lanceolata*, genetic improvement, breeding population, needle, cone

对目标性状的遗传改良会使其他性状产生反应，其本质是性状间的遗传相关，即同一个基因位点影响多个性状的表达。在作物中，株高是株型的重要影响因素之一，对作物产量等其他农艺性状有着直接或者间接的影响。在玉米的株高相关基因中，鉴定出多个主效单核苷酸多态性（single nucleotide polymorphisms，SNP）位点，筛选出的候选基因主要参与了激素合成与信号转导、糖类代谢、细胞分裂调控等途径，其中有些基因可同时调控株高、穗位高和穗位系数，与产量性状显著相关（马雅杰，2022）；目前已经命名小麦的 25 个矮杆基因，发现了 331 个 QTL、270 个 GWAS 连锁位点和 83 个株高相关基因，确定了 66 个控制小麦株高的 QTL 簇，其中部分同时控制株高和粒长等性状，也存在部分仅控制株高，而不影响籽粒相关的性状（张红杰，2021）；水稻株高的 *qPH-IAA*30 等相关基因，同时调控穗长、每穗颖花数、产量和千粒重（唐嘉瓅，2021）。生长性状是林木尤其是用材林的主要育种目标之一，主要造林用材树种的遗传改良，生长性状往往是首选改良性状，但是对生长的持续遗传改良，也发现了对其他性状直接或者间接的影响。一方面，生长与材性性状存在负的遗传相关，即随着生长性状遗传增益的不断增加，木材密度等材性性状有下降的趋势（黄寿先，2004）；另一方面，生长量的持续增加也导致开花结实等繁殖能力性状的下降（Wu et al., 2021）。

杉木（*Cunninghamia lanceolata*）是我国南方重要的造林用材树种之一，根据第九次全国森林资源清查结果，全国杉木栽培面积达 990 万 hm^2，约占全国人工林面积的 20%；蓄积量达 7.55 亿 m^3，约占全国人工林蓄积量的 25%。杉木自然类型多样，存在丰富的变异，且性状间存在一定的相关性，如灰色类树高增量比黄色类快 5%左右，但灰色类平均单株材积比黄色类约低 10%（叶培忠和陈岳武，1964）。自上世纪 50 年代系统开展杉木遗传改良以来，生长性状始终是主要育种目标，经过多个世代的选择，生长性状获得了显著的遗传增益，其中材积遗传增益平均范围在 25%~40%之间（方乐金等，1998；陈孝丑，2001；邹滨等，2003；郑仁华等，2014；郑仁华等，2014；伍汉斌等，2019）。但是，针对杉木生长性状的持续遗传改良，是否导致针叶和种实性状发生显著变化，以及改良前后性状间相关性是否有改变，目前尚未报道。

为明确遗传改良对杉木针叶和种实性状的影响，本研究以 116 个无性系构成的杉木第 4 轮育种群体（改良群体）和 106 个无性系构成的四省五地的表型优树与古树（未改良群体）为对象，对其针叶和球果共 9 个性状进行测量，采用方差分析、多重对比、相关性分析、主成分分析以及聚类分析等方法，探究遗传改良对群体针叶和球果性状变异、性状间相关性的影响，以及不同类型杉木在遗传改良前后的差

异，为杉木高世代多目标育种提供依据，为杉木表型的间接选择提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

杉木改良群体(第 4 轮育种群体，4TH)位于福建省洋口国有林场道坪管护站(林班号：14-8-2)(117°53′ E、26°49′ N），属于亚热带季风气候，年均温为 21.6 ℃，最低温度为-0.6 ℃，最高温度达 39.0 ℃，年平均降水量为 1 737 mm，相对湿度为 73%，海拔 175~240 m。第 4 轮育种群体前茬为杉木、马尾松和木荷等多树种针阔混交林，立地等级 II 级，山地红壤（pH 3.9~4.6），坡向西南，坡度 25°~30°，人工整带，带宽 1.2 m，株行距为 3 m×3 m，穴规格为 60 cm×40 cm×40 cm，2016 年定植。

未改良群体(表型优树群体)收集保存于福建省洋口国有林场打铁坑管护站(林班号：11-7-4 和 11-6-5)。表型优树和古树收集区前茬为杉木、光皮桦和木荷等多树种针阔混交林，立地等级 II 级，山地红壤（pH 4.0~4.6），坡向西北，坡度 20°～28°。气候条件、种植配置与穴规格同上，2018 年定植。

1.2 试验材料

杉木改良群体收集保存杉木第 3 代子代测定林、杂交子代测定林、第 2 代子代测定林等试验林中选出的精选树。嫁接无性系随机配置，每株精选树至少嫁接 8 个分株，连续成行排列。未改良群体是由未经遗传测定的个体组成，包括安徽黄山（AHHS）、湖南嘉禾（HNJH）、江西赣州（JXGZ）、四川德昌（SCDC）和四川雅安（SCYA）四省五地起源的次生林优树和古树（材料来源见表 1），2018 年采集穗条并嫁接，嫁接无性系配置同上。本试验以 2021 年开花结实的嫁接无性系作为试验材料，其中改良群体 112 个，未改良群体 106 个。

表 1 未改良群体的材料来源

Table 1 Material sources for unmodified populations

产地 Source	经度 Longitude	纬度 Latitude	平均海拔 Average elevation (m)	年均降雨量 Average annual rainfall (mm)	年均气温 Annual mean temperature (℃)	株数 Number of plants (个)
AHHS	118.35° E	29.72° N	1 000	2 369	18.0	30
HNJH	112.37° E	25.59° N	448	1 408	18.3	10
JXGZ	114.03° E	25.87° N	949	1 606	17.9	37
SCDC	102.09° E	27.19° N	1 853	1 074	17.7	12
SCYA	102.09° E	30.19° N	1 034	1 250	16.2	17

1.3 性状测量方法

每无性系随机选取 3 株长势中等的分株，与 2021 年 11 月调查新叶白粉覆盖的有无，分别记做 A_1、A_0；在朝阳方向、无病害枯叶的树体中部采集针叶，统计针叶着生密度（叶培忠和陈岳武，1964）；随机选取 10 片针叶，测量针叶长和针叶宽。在同一植株的上、中、下层采集球果，每一层中随机选取 3 个球果测定鲜重；分别从球果的上、中、下各 1/3 处选取 3 片苞鳞，测量苞鳞长和苞鳞宽；烘干球果，取出全部种子，测量种子的总重量和百粒重；依据苞鳞的张裂程度将球果分为紧包型、松张型和反翘型 3 种类型，分别记做 B_1、B_2、B_3（叶培忠和陈岳武，1964）。长度度量采用游标卡尺，单位精确到 0.001 cm；重量度量采用电子天平，单位精确到 0.01 g。

1.4 统计分析方法

出籽率计算公式为（管康林等，1997）：

$$KR = \frac{g}{G} \times 100\% \quad (1)$$

式中：G 为球果鲜重；g 为种子总重量。

变异系数（*CV*）计算公式：

$$CV = \frac{\sigma}{\mu} \times 100\% \quad (2)$$

式中：μ为总体均值；σ为标准差。

利用用 R 语言对改良前后两个群体进行 *t* 检验，对不同类型杉木进行单因素方差分析；利用 Pearson 法估算表型性状间的相关性；利用 Duncan 法进行多重对比，主成分分析用于筛选主效性状，聚类分析采用欧氏距离-离差平方和法。

2 结果与分析

2.1 群体间性状特征值的比较

两个群体性状统计特征值见表 2。两个群体的不同性状均达到显著差异（$P<0.05$），差异超过 10%，未改良群体的针叶长、针叶宽和出籽率分别比改良群体小 13.28%、10.81%和 33.90%，而其他性状表现为未改良群体大于改良群体，差异在 10.90%~27.03%之间。其中两个群体针叶着生密度的差距最大，为 27.03%，其次为球果长，达到 22.24%，苞鳞长差异最小，为 10.90%，其他 3 个性状差异在 15%左右。针叶着生密度与杉木的年均生长量存在显著的负相关关系（程健弘，2017），而杉木多世代的改良，尤其是早期的改良中，优先选择速生优质的材料，这可能是针叶着生密度从 81.3（片/10 cm）骤降到改良后 64.0（片/10 cm）的原因。

2 个群体表型性状整体呈中等偏弱程度变异。未改良群体的变异系数范围在 10.49%~48.70%之间，出籽率最大，其次为球果宽（22.58%），针叶宽最小；改良群体的变异系数在 9.85%~33.32%之间，出籽率最大，其次为百粒重（24.92%），球果宽最小。改良前后的变异系数发生不同程度的变化，其中未改良群体针叶长、针叶宽、针叶着生密度、苞鳞宽和百粒重的变异系数小于改良群体，苞鳞长的变异系数大于改良群体，但这 6 个性状变异系数的变化幅度均在 5%左右；未改良群体球果长、球果宽和出籽率的变异系数大于改良群体，3 个性状变异系数的变化幅度分别为 9.14%、12.73%和 15.38%，可能是遗传改良导致群体多样性降低。在性状类别的多样性上呈现，改良前针叶性状<种子性状<球果性状，改良后变为球果性状<针叶性状<种子性状，即遗传改良后球果的变异减小。从整体看，表型性状变异系数的大小为针叶宽<苞鳞长<苞鳞宽<球果宽<球果长<针叶长<着生密度<百粒重<出籽率，范围在 13.94%~44.13%之间，整体呈中等程度变异。

表 2 2 个杉木群体的性状特征值

Table 2 Traits eigenvalues of traits from two Chinese fir populations

	未改良群体 Unimproved population				整体 Whole	
	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	变异系数 *CV* (%)	平均值 Mean	变异系数 *CV* (%)
针叶长 Needle length (cm)	2.56	5.74	3.75±0.07	17.90	4.04±0.06	19.95
针叶宽 Needle width (cm)	0.22	0.43	0.30±0.01	10.49	0.32±0.01	13.94
着生密度 Coniferous density (片/10 cm)	55.00	116.00	81.3±1.2	15.31	72.40±1.00	20.35
球果长 Cone length (mm)	24.59	58.51	36.45±0.70	19.71	33.04±0.43	19.40
球果宽 Cone width (mm)	20.02	50.75	30.86±0.68	22.58	28.88±0.38	19.23
苞鳞长 Bract scale length (mm)	11.68	25.82	18.16±0.23	13.24	17.24±0.16	14.04
苞鳞宽	10.62	21.96	15.04±0.17	11.86	14.14±0.15	15.52

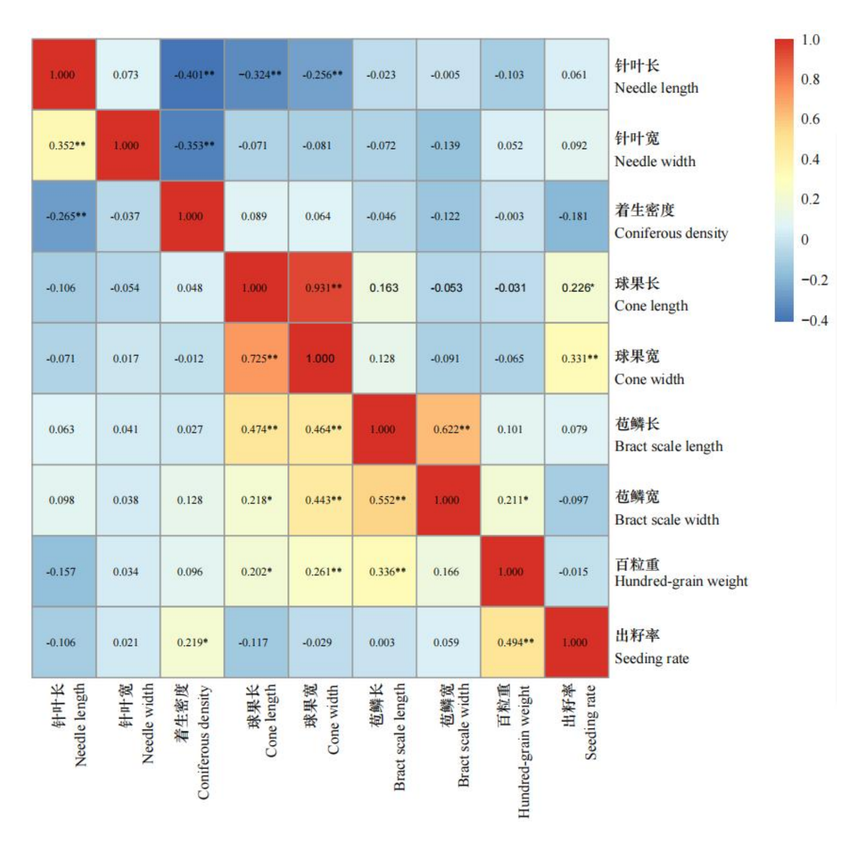
Bract scale width (mm)						
百粒重 Hundred-grain weight (g)	0.36	1.13	0.70±0.01	19.30	0.65±0.01	23.21
出籽率 Seeding rate (%)	0.47	8.18	3.53±0.17	48.70	4.46±0.13	44.13
	改良群体 Improved population				整体 Whole	
	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值 Mean	变异系数 *CV* (%)	*P*	
针叶长 Needle length (cm)	2.68	6.83	4.32±0.08	19.14	0.00	
针叶宽 Needle width (cm)	0.23	0.46	0.33±0.01	14.08	0.00	
着生密度 Coniferous density (片/10 cm)	37.00	88.00	64.00±1.10	17.82	0.00	
球果长 Cone length (mm)	23.23	36.96	29.82±0.30	10.57	0.00	
球果宽 Cone width (mm)	21.25	33.81	27.01±0.25	9.85	0.00	
苞鳞长 Bract scale length (mm)	11.63	23.05	16.37±0.20	12.86	0.00	
苞鳞宽 Bract scale width (mm)	7.28	17.54	13.29±0.21	16.69	0.00	
百粒重 Hundred-grain weight (g)	0.31	1.09	0.60±0.01	24.92	0.00	
出籽率 Seeding rate (%)	2.06	11.18	5.34±0.17	33.32	0.00	

注：P<0.05 表示 2 个群体性状差异显著。

Note: P<0.05 indicates significant difference in the traits between the two populations.

2.2 性状间相关系数在群体水平上的变化

遗传改良会导致性状间的相关系数发生变化，两个群体性状间的相关系数见图 1。有 8 对性状的相关系数由改良前的不相关，提高到改良后中等程度的正相关关系，分别是针叶长与针叶宽、球果长与苞鳞长、球果宽与苞鳞长、球果长与苞鳞宽、球果宽与苞鳞宽、百粒重与出籽率、苞鳞长与出籽率，以及着生密度与出籽率。球果长、球果宽、苞鳞长和苞鳞宽 4 个性状，在未改良群体中，仅有 2 对性状极显著正相关，分别是球果长和球果宽（0.931）、苞鳞长和苞鳞宽（0.622）；而在改良群体中，该 4 个性状两两之间均呈现显著或极显著正相关，说明遗传改良提高了球果大小与苞鳞大小之间的相关性。有 2 对性状的相关系数从显著负相关降低为不显著的极弱相关，分别是针叶长与球果长、针叶长与球果宽。改良后，针叶性状与球果性状均为不显著的极弱相关，说明遗传改良降低了针叶性状与球果性状之间的相关性。苞鳞宽与百粒重的相关系数从 0.211 降低到 0.166，相关系数降低了 0.045，由改良前的显著正相关，降低为改良后的弱相关。其他性状之间的相关系数在两个群体上，均表现为不显著极弱相关，遗传改良前后未发生显著性变化。



上三角和下三角分别代表未改良群体和改良群体；*和**分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$。

The upper and lower triangles represent the unimproved population and the improved population, respectively; * and ** indicate $P<0.05$ and $P<0.01$, respectively.

图 1 两个群体表型性状相关性

Fig.1 Correlation of phenotypic traits between two populations

2.3 地理来源

6 个来源地杉木表型性状差异达显著水平，性状的统计特征值见表 3。第 4 轮育种群体（4TH）的针叶宽和出籽率最大，着生密度、球果长、苞鳞长、苞鳞宽、百粒重最小，针叶长仅次于 SCDC，球果宽高于 HNJH 和 SCDC。与 4TH 相比：除了 SCDC 的针叶长比 4TH 大 10.95%，以及 AHHS 和 HNJH 的出籽率比 4TH 小 50%以上，5 个来源地的针叶长、针叶宽和出籽率均比 4TH 小 10%~20%左右；从球果长看，SCDC 仅比 4TH 大 3.50%，AHHS、HNJH 和 JXGZ 比 4TH 大 15%左右，SCYA 比 4TH 大 64.93%，是 6 个来源地中最大的；从球果宽来看，HNJH、SCDC 比 4TH 小，AHHS、JXGZ 和 SCYA 比 4TH 大，但前 4 个来源地与 4TH 的差异均在 10%以内，SCYA 的球果长最大，比 4TH 大 63.89%；5 个来源地的苞鳞大小与 4TH 的差异在 1%~20%之间，AHHS（9.75%）、HNJH（1.09%）的苞鳞长以及 SCDC（6.21%）的苞鳞宽，与 4TH 的差异在 10%以内，其他来源地与 4TH 的差异在 15%左右；AHHS 与 JXGZ 的百粒重分别比 4TH 大 26.67%和 21.67%，其他 3 个来源地与 4TH 的差异在 5%左右。

表 3 6 个来源地杉木的性状特征值

Table 3 Traits eigenvalues of Chinese fir from six sources

	4TH	AHHS	HNJH	JXGZ	SCDC	SCYA
针叶长 Needle length (cm)	4.321±0.078b	3.545±0.103a	3.591±0.133a	3.757±0.093a	4.794±0.214c	3.438±0.097a
针叶宽 Needle width (cm)	0.333±0.004b	0.295±0.006a	0.300±0.008a	0.299±0.005a	0.292±0.006a	0.296±0.010a

着生密度 Coniferous density (片/10 cm)	64.0±1.1a	87.8±2.7d	82.8±2.6cd	77.6±1.8bc	74.7±3.0b	81.8±2.5bcd
球果长 Cone length (mm)	29.820±0.298a	34.140±0.717b	35.133±0.962b	34.645±0.741b	30.865±1.083a	49.181±1.451c
球果宽 Cone width (mm)	27.007±0.251a	28.155±0.600bc	26.398±0.862ab	29.689±0.524c	25.973±0.677a	44.262±1.332d
苞鳞长 Bract scale length (mm)	16.372±0.199a	17.969±0.518bc	16.550±0.675ab	18.530±0.393c	18.039±0.592bc	18.701±0.397c
苞鳞宽 Bract scale width (mm)	13.293±0.210a	15.014±0.353bc	14.734±0.497bc	15.612±0.281c	14.119±0.551ab	14.658±0.341bc
百粒重 Hundred-grain weight (g)	0.60±0.01a	0.76±0.03c	0.62±0.04a	0.73±0.02bc	0.65±0.03ab	0.61±0.03a
出籽率 Seeding rate (%)	5.34±0.17c	1.91±0.20a	1.93±0.28a	4.55±0.19bc	4.13±0.46b	4.66±0.29bc

注：不同小写字母代表差异显著（P<0.05）。下同。

Note: Different lowercase letters represent significant differences (P<0.05). The same below.

2.4 表型性状的差异分析

2.4.1 针叶类型

从整体看，A_1类型无性系有 114 个，占比为 52.29%，两种类型的比例接近 1∶1，但在不同群体中，两者的分布存在极大差异。在改良群体中有 28 个A_1类型无性系，占比为 25.00%；而在未改良群体中有 86 个A_1类型无性系，占比高达 81.13%。除了球果宽和百粒重，2 种针叶类型杉木其他表型性状的差异均达到显著水平；A_0类型针叶长、针叶宽和出籽率大于A_1类型，其余性状均小于A_1类型。其中，A_0类型的出籽率比A_1类型高 28.24%，其他性状的差异均在 10%以内。

表 4 杉木不同针叶和球果类型的性状特征值

Table 4 Traits eigenvalues of different needle and cone types of Chinese fir

	A_0	A_1	B_1	B_2	B_3
针叶长 Needle length (cm)	4.161±0.080	3.933±0.073	4.017±0.088	3.966±0.097	4.149±0.098
针叶宽 Needle width (cm)	0.328±0.005b	0.304±0.003a	0.323±0.005b	0.308±0.004a	0.316±0.006ab
着生密度 Coniferous density (片/10 cm)	69.6±1.5	75.0±1.3	71.3±2.0ab	75.7±1.5b	70.0±1.7a
球果长 Cone length (mm)	31.754±0.624a	34.221±0.585b	32.708±0.731ab	34.495±0.828b	31.802±0.640a
球果宽 Cone width (mm)	28.315±0.549	29.397±0.513	28.338±0.582	30.022±0.752	28.178±0.565
苞鳞长 Bract scale length (mm)	16.673±0.230a	17.756±0.223b	17.258±0.287ab	17.738±0.279b	16.681±0.275a
苞鳞宽 Bract scale width (mm)	13.639±0.218a	14.599±0.194b	13.635±0.264a	14.687±0.210b	14.049±0.288ab

百粒重 Hundred-grain weight (g)	0.63±0.02	0.67±0.01	0.65±0.02	0.66±0.02	0.65±0.02
出籽率 Seeding rate (%)	5.04±0.20b	3.93±0.16a	4.42±0.21ab	4.01±0.22a	4.98±0.25b

2.4.2 球果类型

3 种球果类型的比例基本相同，218 个无性系中紧包型有 70 个（32.11%），松张型有 71 个（32.56%），反翘型有 77 个（35.32%）。3 种球果类型在群体内的比例存在差异。在未改良群体中，紧包型、松张型和反翘型分别占 21.69%、51.89%和 26.42%，而在改良群体中，紧包型和反翘型占比分别增加了 20.26%和 11.97%，松张型降低了 32.24%。3 种球果类型杉木的多个表型性状呈现显著差异。其中紧包型针叶宽最大，苞鳞宽最小，其余性状均处于中间水平；松张型的着生密度、球果长、球果宽、苞鳞长、苞鳞宽、百粒重最大，针叶长、针叶宽和出籽率最低；反翘型针叶长和出籽率最大，着生密度、球果长、球果宽、苞鳞长最小。虽然不同球果类型不同性状之间存在显著差异，但对比整体均值，不同球果类型表型差异范围大多在 5%以内，仅有反翘型和松张型的出籽率分别高于或低于整体均值 10%。

2.5 主成分贡献率

为减少性状的数量，浓缩性状的变异信息，对 9 个表型性状进行主成分分析。前 4 个主成分的特征值均大于 1，单个成分贡献率大于 10%且累计贡献率达到 75.19%，较好地包含了整个群体不同性状的变异信息。第一主成分贡献率为 34.76%，主要包含着生密度、球果长、球果宽、苞鳞长和苞鳞宽；第二主成分贡献率为 15.09%，主要包含苞鳞长和苞鳞宽；第三主成分贡献率为 14.38%，主要由球果宽提供信息；第四主成分贡献率为 11.52%，主要反映百粒重的信息。前四主成分的表型性状基本可以代表原始数据的所有变异，可以用于后续的聚类分析。

表 5 各主成分特征值及前 4 个主成分的载荷值

Table 5 Eigenvalues of each principal component and the loading values of the first four principal components

主成分 Principal component	特征值 Eigenvalues	贡献率 Contribution rate (%)	累积贡献率 Accumulative contribution rate (%)	性状 Trait	主成分 1 PCA1	主成分 2 PCA2	主成分 3 PCA3	主成分 4 PCA4
1	3.128	34.76	34.76	针叶长 Needle length	-0.57	0.48	0.02	-0.36
2	1.358	15.09	49.85	针叶宽 Needle width	-0.51	0.43	0.28	-0.03
3	1.294	14.38	64.23	着生密度 Coniferous density	0.63	-0.36	-0.24	0.17
4	1.037	11.52	75.75	球果长 Cone length	0.80	-0.03	0.51	-0.21
5	0.684	7.61	83.36	球果宽 Cone width	0.70	0.04	0.66	-0.19
6	0.566	6.29	89.65	苞鳞长 Bract scale length	0.63	0.57	-0.21	-0.12
7	0.511	5.68	95.33	苞鳞宽 Bract scale width	0.57	0.54	-0.40	-0.12
8	0.348	3.86	99.19	百粒重 Hundred-grain weight	0.44	0.32	-0.12	0.67
9	0.074	0.81	100.00	出籽率	-0.30	0.30	0.50	0.57

	Seeding rate

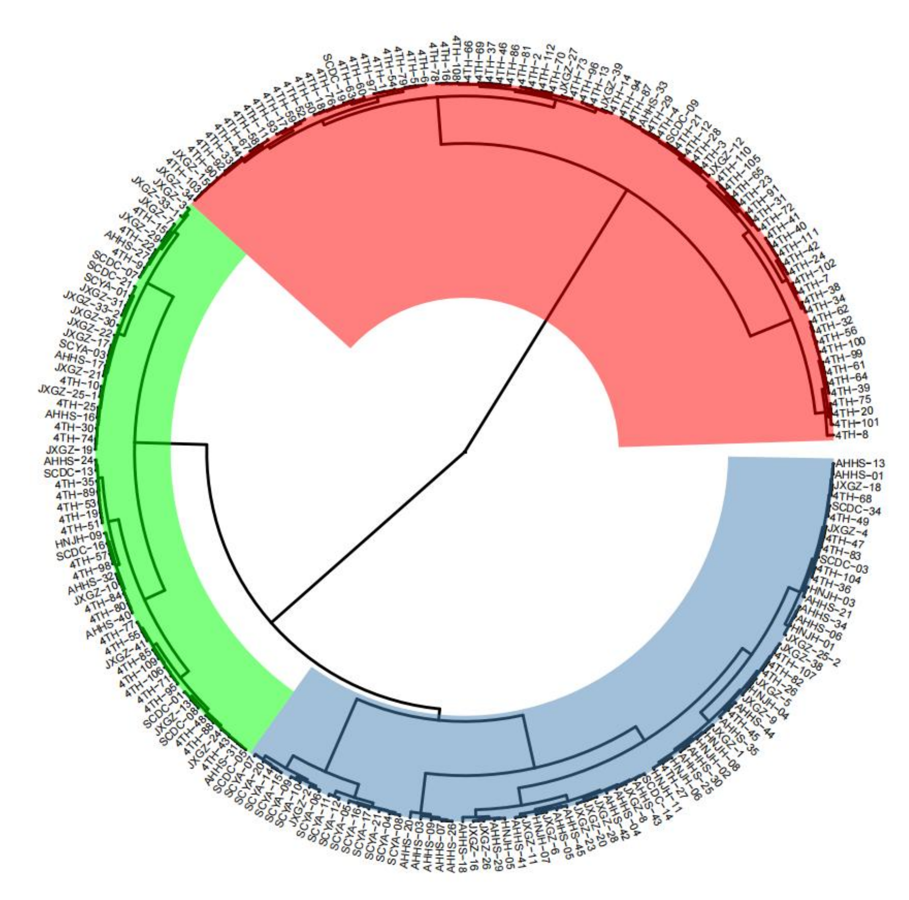
2.6 性状聚类

根据主成分的结果，利用前 4 个主成分进行聚类分析，结果如图 2 所示。218 个无性系被分为 3 类，分别为 83 个、59 个和 76 个无性系。3 个类群表型差异均达到显著水平，其中第 I 类表现为针叶最大、球果最小、出籽率最高，第III类与第 I 类表现完全相反，第 II 类所有性状排名第二。从组成来看，第 I 类主要由改良群体中针叶较大、球果较小、百粒重和出籽率低的无性系组成，第III类主要由未改良群体中针叶较小、球果较大和出籽率低的无性系组成，第 II 类则是由改良群体中球果较大、百粒重和出籽率高的无性系组成，以及未改良群体中球果较小和出籽率低的无性系构成。可以发现，虽然遗传改良会导致球果变小，但在聚类时，改良群体仍会出现内部的分化，并不会被完全归为同一类别，可能是杉木尚未针对其球果性状开展高强度的人工选择导致。值得注意的是，第III类中有 11 个改良无性系，除针叶长之外，所以性状均大于 4TH 的均值，百粒重和出籽率比 4TH 均值高 20.58%和 19.73%，在后续的育种中，应该给予这些无性系更多的关注。

表 6 3 个类群杉木的性状特征值

Table 6 Traits eigenvalues of three populations of Chinese fir

	I	II	III
针叶长 Needle length (cm)	4.471±0.091c	4.036±0.093b	3.578±0.063a
针叶宽 Needle width (cm)	0.333±0.005c	0.314±0.005b	0.297±0.004a
着生密度 Coniferous density (片/10 cm)	57.6±0.7a	73.9±0.5b	87.4±1.1c
球果长 Cone length (mm)	29.553±0.347a	32.251±0.546b	37.473±0.892c
球果宽 Cone width (mm)	26.802±0.294a	27.817±0.391a	31.976±0.881b
苞鳞长 Bract scale length (mm)	16.441±0.230a	17.274±0.326b	18.084±0.278c
苞鳞宽 Bract scale width (mm)	13.271±0.252a	14.515±0.301b	14.802±0.187b
百粒重 Hundred-grain weight (g)	0.59±0.02a	0.66±0.02b	0.70±0.02b
出籽率 Seeding rate (%)	4.98±0.19b	4.43±0.25ab	3.91±0.24a



红色、绿色和蓝色分别为第Ⅰ类、第Ⅱ类和第Ⅲ类。

Red, green and blue belong to category Ⅰ, Ⅱ and Ⅲ, respectively.

图 2 聚类树状图

Fig.2 Clustering tree diagram

3 讨论

3.1 球果大小

对裸子植物而言，球果性状往往影响种子产量和质量（Codesido et al., 2014；陈苏英等，2014）。本研究发现，遗传改良会导致杉木的球果大小显著减小，是针对树高和胸径多世代遗传改良导致的。树高与球果重量呈负相关，而球果重量又与球果长、宽呈极显著正相关（常恩福等，2017；蒋路平等，2019）。在黑松（*Pinus thunbergii*）中，随着胸径的增大，种子大小有下降的趋势（王光美等，2009）。从能量分配角度来看，当树木将能量优先用于营养生长时，会导致繁殖生长受到抑制（张贵等，2014）。改良群体生长表现优异是导致球果变小的主要原因。同时，虽然遗传改良使出籽率得到一定提高，但百粒重反而下降，可能是改良群体产出的涩粒比例高于未改良群体，种子质量有所下降，相关结果已被验证（孙鸿有等，2003；韩璐等，2021）。林木，尤其是用材树种的育种目标多为速生和优质，针对生长开展的多世代高强度遗传改良，会导致高世代育种群体的多样性降低（冯源恒等，2018）。因此，为方便育种群体管理，保证杂交创造的新变异可以稳定继承，种实性状应纳入林木高世代育种目标。

3.2 性状间的相关性

性状间的相关性是基因“一因多效”的具体表现。杉木树高和胸径的相关性系数高达 0.9（付顺华等，2007；赵林峰和高建亮，2021），呈极显著正相关。数量性状定位（QTL）结果表明，与树高、胸径关联紧密的标记，其互作效应也极显著（何祯祥等，2000）。经过高强度遗传改良，杉木生长性状获得了较高遗传增益（郑勇平等，2007；余荣卓，2008），但表型性状相关性的变换情况尚未报道。研究发现，在改良群体中，相关性高的表型性状集中在同类性状内，大部分针叶性状或球果性状两两之间的相关性达到显著正相关，而针叶性状和球果性状间的相关性大多没有达到显著水平；在未改良群体中，相关性

高的性状未发现明确规律。杉木作为我国林木育种进程最快的树种之一，高世代育种采用的轮回育种策略，使得表现优良的个体或家系，在多个世代被选择用于构建育种群体（余荣卓，2008），增加了高世代育种群体的近交系数，从而提高了性状间的相关性。遗传改良前后，种实性状间的相关性得到提升，可能存在同时控制生长和种实性状的微效基因。

3.3 杉木针叶

大多数针叶树种的针叶和球果具有较稳定的遗传特性，不会随树龄增加而变动。树龄对针叶的影响主要体现在生理生化上，如随着树龄的增加，针叶的含氮量和含磷量增加，但针叶大小及数量受树龄影响不显著（庞正轰等，1994；王泽鑫等，2022）。球果性状受立地条件和树龄影响较小，主要变异来源于遗传。同时授粉不良和病虫害是影响球果性状的重要人为因子，但对于同一片林分，其经营管理措施相同，因此球果性状差异主要取决于遗传变异（王赵民等，1998；林义辉等，2000；程琳等，2021）。因此，根据针叶和球果部分表型特性，如针叶覆盖白粉情况、球果形态、苞鳞形态等，可以对针叶树进行分类。杉木根据新鲜针叶白粉覆盖的有无和针叶色泽，分为青、黄和灰 3 类。根据球果和苞鳞形态，分为长鳞紧包、宽磷反翘等 9 个类型（叶培忠和陈岳武，1964）；根据球果成熟之前，苞鳞向外反卷、向果轴紧包或直立松弛，多分为紧包、松张和反翘 3 种类型（彭镇华和邢自珍，1987）。松张型杉木的涩粒种子比例低，种子质量好（林平等，1990），但遗传改良反而使松张型占比降低，因为其生长旺盛期短，衰退较快，导致在间伐或者成熟林选择时被舍弃；紧包型杉木的生长旺盛其长，衰退慢，材积优异，在人工选择时易受关注（叶培忠和陈岳武，1964），是人工改良前后紧包型杉木比例增多、松张型杉木占比减小的主要原因。

3.4 地理种源

林木球果的地理变异主要与海拔和经纬度相关，不同物种与地理因子之间的关系存在差异。云杉(*Picea asperata*)天然群体球果大小与海拔呈负相关（r<-0.4）（罗建勋等，2003）；马尾松(*Pinus massoniana*)的球果大小与海拔、纬度呈极强负相关（r<-0.9）（陈岳武和荣文琛，1990）；蓝松(*P. wallichiana*)的球果体积与海拔之间存在负相关关系（r<-0.4），同时球果体积、种子长、种子宽、种子厚度与纬度呈中等强度负相关（r<-0.4）(Rawat et al., 2011)；石松(*P. pinea*)与前三者不同，球果直径和种子重量与海拔呈正相关（r>0.8），而球果大小与经度的相关性较弱，与纬度呈负相关（r<-0.6）(Balekoglu et al., 2020)，海拔和经纬度变化所带来的温度变化，是导致球果大小变化的主要原因（王崇云等，2012）。

4 结论

长期遗传改良导致杉木的球果大小减小、针叶大小和着生密度增大，球果长宽、苞鳞长宽间的相关性增加；改变了不同针叶和球果类型的组成，降低了新叶有白粉覆盖类型（灰色类）在群体中的比例，提高了紧包型和松张型球果的比率。文章还存在一些不足，如未改良群体的来源没有覆盖杉木全分布区，今后，可进一步扩大材料来源地及样本容量，分析随着生长性状遗传增益的增加与针叶和种实性状间的关系，以及球果类型的变异模式，并通过 GWAS 来理清生长和繁殖的分子机理，为林木高世代育种策略的制定提供依据。

参考文献：

BALEKOGLU S, CALISKAN S, DIRIK H, 2020. Effects of geoclimatic factors on the variability in *Pinus pinea* cone, seed, and seedling traits in Turkey Native Habitats[J]. Ecol Proc, 9(1): 55-68.

CHANG EF, LI SG, LI Y, et al., 2017. Morphological variation of cones and seeds from different hybrid combination of *Pinus yunnanensis* and *Pinus kesiya* var. *langbianensis*[J]. J W Chin For Sci, 46(6): 8-14. [常恩福，李思广，李娅，等，2017．云南松与思茅松不同杂交组合球果和种子形态变异[J]．西部林业科学，46(6)：8-14．]

CHEN SY, MA XQ, WU PF, et al., 2014. Evaluation on growth and seed characters of different clones in 1.5-generation seed orchard of Chinese fir[J]. J Trop Subtrop Bot, 22(3): 281-291. [陈苏英，马祥庆，吴鹏飞，等，2014．1.5代杉木种子园不同无性系生长和结实性状的评价[J]．热带亚热带植物学报，22(3)：281-291.]

CHEN YW, RONG WC, 1990. Genetions variations between and within natural populations of Masson pine along

vertical distributions[J]. J Nanjing For Univ, 1(2): 46-53. [陈岳武，荣文琛，1990．马尾松垂直分布天然群体遗传变异的研究[J]．南京林业大学学报，1(2)：46-53．]

CHEN XC, 2001. Selection and breeding of fast growth super clone of Chinese fir[J]. J Zhejiang For Coll, 18(3): 257-261. [陈孝丑，2001．杉木速生优良无性系的选育[J]．浙江林学院学报，18(3)：257-261．]

CHENG HJ, 2017 A preliminary study on marker-assisted breeding of *Cunninghamia lanceolata* using EST-SSR[D]. Hangzhou: Zhejiang Agric & For University: 21-33 [程健弘，2017．基于EST-SSR分子标记的杉木辅助育种初步研究[D]．杭州：浙江农林大学：21-33．]

CHENG L, DAI J, HE JF, et al., 2021. Genetic diversity analysis and comprehensive evaluation of cone and seed quality of *Cunninghamia Lanceolata*[J]. J S Agric, 52(10): 2805-2813. [程琳，戴俊，贺锦锋，等，2021．基于球果和种子杉木品质遗传多样性分析及综合评价[J]．南方农业学报，52(10)：2805-2813．]

CODESIDO V, FERNANDEZ J, 2014. Juvenile radiata pine clonal seed orchard management in Galicia (NW Spain)[J]. EURJ For, 133(1): 177-190.

DAVIA H, CAILLERET M, RESTOUX G, et al., 2016. Disentangling the factors driving tree reproduction[J]. Ecosphere, 7(9): 1-16.

FANG LJ, SHI JS, ZHANG YB. 1998. Studies on comprehensive selection for superior family and clone of Chinese fir[J]. J Nanjing For Univ, 22(1): 1-7. [方乐金，施季森，张运斌，1998．杉木优良家系及单株综合选择研究[J]．南京林业大学学报，22(1)：1-7．]

FENG YH, YANG ZQ, LI HG, et al., 2018. Changes of genetic gain & genetic diversity in the breeding process of *Pinus massoniana*[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 42(5): 196-200. [冯源恒，杨章旗，李火根，等，2018．马尾松育种进程中的遗传增益与遗传多样性变化[J]．南京林业大学学报（自然科学版），42(5)：196-200．]

FU SH, DONG RX, WU LG, et al., 2007. Correlations in progeny trials of *Cunninghamia Lanceolata*[J]. J Zhejiang For Coll, 24(3): 272-278. [付顺华，董汝湘，吴隆高，等，2007．杉木种子园子代性状相关性研究[J]．浙江林学院学报，24(3)：272-278．]

GUAN KL, HUANG JQ, HE FJ, 1997. Cone seed-extracting percentage and full seed percentage for seed orchard of Chinese fir[J]. Zhejiang For Coll, 14(2): 19-25. [管康林，黄坚钦，何福基，1997．杉木种子园球果的出籽率和饱粒率[J]．浙江林学院学报，14(2)：19-25．]

HAN L, OU B, CUI ZJ, et al., 2021. Analysis on the difference of thousand seed weight of different types of *Cunninghamia Lanceolata* seeds in different generations[J]. S Chin For Sci, 49(2): 17-20. [韩璐，欧斌，崔子佳，等，2021．不同世代不同类型杉木种子千粒重的差异分析[J]．南方林业科学，49(2)：17-20．]

HE ZX, SHI JS, YIN ZF, 2000. Detection of markers associated with growth traits in Chinese fir[J]. Zhejiang For Coll, 17(4): 350-355. [何祯祥，施季森，尹增芳，2000．杉木生长性状相关联遗传标记的检测[J]．浙江林学院学报，17(4)：350-355．]

HUANG SX, ZHOU CM, ZHU LQ, et al., 2004. Study on the genetic variation of growth traits and wood properties for Chinese fir half-sib families[J]. Guihaia, 24(6): 535-539. [黄寿先，周传明，朱栗琼，等，2004．杉木半同胞家系生长和材性遗传变异研究[J]．广西植物，24(6)：535-539．]

JIANG LP, WANG JY, ZHANG P, et al., 2019. Variation and selection of growth and fruit traits among 170 *Pinus koraiensis* clones[J]. For Res, 32(1): 58-64. [蒋路平，王景源，张鹏，等，2019．170个红松无性系生长及结实性状变异及选择[J]．林业科学研究，32(1)：58-64．]

LIN P, ZHANG ZW, GUAN SQ, et al., 1990. The female cone types and seed distribution of Chinese fir in Laoshan seed orchard[J]. Zhejiang For Coll, 7(4): 69-72. [林平，张卓文，管圣全，等，1990．姥山林场杉木初级种子园球果类型及其种子分布特征[J]．浙江林学院学报，7(4)：69-72．]

LIN YH, HU HX, HUANG XP, et al., 2000. Investigation on the fruit cone age-class distribution in the Chinese fir seed orchards[J]. Guangxi For Sci, 16(4): 10-13. [林义辉，胡会先，黄小平，等，2000．杉木种子园无性系球果年龄段分布调查[J]．广东林业科技，16(4)：10-13．]

LUO JX, LI XQ, SUN P, et al. 2003. Phenotypic variation in natural population of *Picea asperata*[J]. J Ne For Univ,

31(1): 9-11. [罗建勋，李晓清，孙鹏，等，2003．云杉天然群体的表型变异[J]．东北林业大学学报，31(1)：9-11．]

MA YJ, BAO JX, GAO YX, et al., 2022. Genome-wide association analysis of plant height and ear height related traits in maize[EB/OL]. Acta Agron Sin, http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20220518.1923.002.html. [马雅杰，鲍建喜，高悦欣，等，2022．玉米株高和穗位高性状全基因组关联分析[EB/OL]．作物学报，http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20220518.1923.002.html]

PANG ZH, YANG XH, LIU ZX, et al., 1994. Study on needle quantity of *Pinus elliottii* at different ages[J]. Guangxi For Sci, 23(2): 78-82. [庞正轰，杨秀好，刘志祥，等，1994．不同树龄湿地松针叶量的研究[J]．广西林业科学，23(2)：78-82．]

RAWAT K, BAKSHI M, 2011. Provenance variation in cone, seed and seedling characteristics in natural populations of *Pinus wallichiana* Ab Jacks (Blue Pine) in India[J]. Ann For Res, 54(1): 39-55.

PENG ZH, XING ZZ, 1987. A study on natural types of Chinese fir in Dabie Mountains[J]. J Anhui Agr Univ, 14(1): 35-44. [彭镇华，邢自琢，1987．大别山杉木主要自然类型的研究[J]．安徽农学院学报，14(1)：35-44．]

SUN HY, ZHENG YP, FU SH, et al., 2003. A study on improvement effects of seed quality for different generations and categoris of seed orchards of Chinese fir[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 27(2): 40-44. [孙鸿有，郑勇平，付顺华，等，2003．杉木不同世代、类型种子园种子品质改良效果的研究[J]．南京林业大学学报（自然科学版），27(2)：40-44．]

TANG JL, 2021. The gene editing of GW6a and GNP1 effect on plant height and yield in rice variety of Huang Huazhan.[D] Shanghai: Shanghai Normal University. [唐嘉瓅，2021．水稻品种黄华占GW6a和GNP1的基因编辑对株高和产量的影响[D]．上海：上海师范大学．]

WANG CY, MA SB, LÜ J, et al., 2012. Ecological and geographical distribution of *Keteleeria* and its systematic evolution in China[J]. Guihaia, 32(5): 612-616. [王崇云，马绍宾，吕军，等，2012．中国油杉属植物的生态地理分布与系统演化[J]．广西植物，32(5)：612-616．]

WANG GM, HAN GX, MAO PL, et al., 2009. Relationships between diameter at breast height and cone/eeed character of *Pinus thunbergii* population in Yantai coastal protection forest[J]. Chin J Ecol, 28(5): 858-863. [王光美，韩广轩，毛培利，等，2009. 烟台海防林黑松种群胸径与种实性状关系[J]. 生态学杂志，28(5)：858-863.]

WANG ZM, ZHANG JZ, NI RX, et al., 1998. Analysis of the factors affecting output and quality of seeds from Chinese fir seed orchard[J]. J Zhejiang For Coll, 15(1): 15-23. [王赵民，张建忠，倪荣新，等，1998．杉木种子园产量和品质的影响因子分析[J]．浙江林学院学报，15(1)：15-23．]

WANG ZX, LIU HL, GUO JP, et al., 2022. Needle leaf functional traits and their soil nutrient relationships in natural *Pinus tabulaeformis* forests of different ages[J]. J and Environ, 42(3): 262-270. [王泽鑫，刘洪柳，郭晋平，等，2022．油松天然林针叶功能性状及其与土壤养分的关系[J]．森林与环境学报，42(3)：262-270．]

WU HB, DUAN AG, ZHANG JG, 2019. Growth variation and selection effect of *Cunninghamia lanceolata* provenances at different stand ages[J]. Sci Silv Sin, 55(10): 181-192. [伍汉斌，段爱国，张建国，2019．杉木地理种源不同林龄生长变异及选择[J]．林业科学，55(10)：181-192．]

WU HX, KER R, CHEN ZQ, et al., 2021. Balancing breeding for growth and fecundity in Radiata Pine(*Pinus radiata* D.Don) breeding program[J]. Evol Appl, 14(12): 834-846.

YE PZ, CHEN YW, 1964. A study on natural types of Chinese fir[J]. Sci Silv Sin, 9(4): 19-32. [叶培忠，陈岳武，1964．杉木自然类型的研究[J]．林业科学，9(4)：19-32．]

YU RZ, 2008. Study on establishing *Cunninghamia lanceolata* breeding population of the third generation[J]. J Fujian Coll For, 28(1): 69-72. [余荣卓，2008．组建杉木第三代育种群体的研究[J]．福建林学院学报，28(1)：69-72．]

ZHANG G, KANG WX, HE JN, et al., 2014. Energy production characteristics of Chinese fir plantations at different growth stages[J]. Sci Silv Sin, 50(12): 14-23. [张贵，康文星，何介南，等，2014．杉木林不同生长阶段能量生产特征[J]．林业科学，50(12)：14-23．]

ZHANG HJ, 2021. 152 synthetic wheat yield-related traits genome-wide association study[D]. Taiyuan: Shanxi University. [张红杰，2021．152份合成小麦产量相关性状全基因组关联分析[D]．太原：山西大学．]

ZHAO LF, GAO JL, 2021. Growth character variation and correlation of Chinese fir clones[J]. J NE For Univ, 49(6): 19-22. [赵林峰，高建亮，2021．杉木无性系生长性状的变异及相关性[J]．东北林业大学学报，49(6)：19-22．]

ZHENG RH, SU SD, XIAO H, et al., 2014. Female selection based on a polycross progeny test of *Cunninghamia lanceolata* plus trees[J]. Sci Silv Sin, 50(9): 44-50. [郑仁华，苏顺德，肖晖，等，2014．杉木优树多父本杂交子代测定及母本选择[J]．林业科学，50(9)：44-50．]

ZHENG RH, SHI JS, XIAO H, et al., 2014. Genetic variation and early selection of growth traits in 8-year-old open-pollinated progenies of the 3Rd germplasm of Chinese fir[J]. J Nanjing For Univ(Nat Sci Ed), 38(6): 38-42. [郑仁华，施季森，肖晖，等，2014．杉木第3代种质资源自由授粉子代生长性状遗传变异及早期选择[J]．南京林业大学学报（自然科学版），38(6)：38-42．]

ZHENG YP, SUN HY, DONG RX, et al., 2007. A study on realized and genetic gains of different generations and types in seed orchards of Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata*)[J]. Sci Silv Sin, 43(3): 20-27. [郑勇平，孙鸿有，董汝湘，等，2007．杉木不同世代不同类型种子园遗传改良增益研究[J]．林业科学，43(3)：20-27．]

ZOU B, HU DH, RUAN ZC, et al., 2003. Study on the effects in the second-generation orchard of *Cunninghamia lanceolata*[J]. J S Chin Agric Univ(Nat Sci Ed), 24(4): 13-16. [邹滨，胡德活，阮梓材，等，2003．杉木第2代种子园效果分析[J]．华南农业大学学报（自然科学版），24(4)：13-16．]